ПАРАЗИТОЛОГИЯ, 40, 2, 2006

УДК 595.122—554.3

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ МАРИТ SPHAEROSTOMUM GLOBIPORUM (TREMATODA: OPECOELIDAE) В УСЛОВИЯХ ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА

© Д. И. Лебедева

Приводятся данные о сезонной динамике численности и возрастной структуры популяции трематоды *Sphaerostomum globiporum*, обитающий в плотве *Rutilus rutilus* (L.) Ладожского оз. на северной границе ареала. Показаны динамика иммиграции и элиминации паразита, а также периоды максимума и минимума численности популяции марит. Установлено, что продолжительность пререпродуктивного и репродуктивного периодов для *S. globiporum* в плотве Ладожского оз. занимает около 10 мес.

Трематода *Sphaerostomum globiporum* — широко распространенный паразит карповых рыб, однако может встречаться и у представителей других семейств, которые также служат для него окончательным хозяином. Жизненный цикл паразита может протекать с участием 2 или 1 промежуточного хозяина. В первом случае для развития трематода использует брюхоногих и двустворчатых моллюсков, пиявок, олигохет, турбеллярий (Жохов и др., 1996), во втором — только брюхоногих моллюсков, которые являются сначала промежуточными, а затем исполняют роль и дополнительных хозяев (Размашкин, 1972).

Широкий круг промежуточных и окончательных хозяев говорит о пластичности жизненного цикла трематоды *S. globiporum*. Об этом же может свидетельствовать и изучение сезонной динамики встречаемости и возрастной структуры популяции. Однако исследований, посвященных этим аспектам развития *S. globiporum*, немного, к тому же большинство из них было проведено на относительно небольших водоемах средних и южных широт. Отсутствуют сведения, касающиеся описания жизненного цикла паразита в крупных олиготрофных водоемах, а тем более на северной границе ареала.

В данной работе нами предпринята попытка изучить особенности сезонной динамики численности и возрастной структуры популяции трематоды *Sphaerostomum globiporum*, обусловленные ее обитанием на северной границе ареала, в условиях крупного олиготрофного водоема — Ладожского оз.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для работы послужили ежемесячные сборы *S. globiporum* из плотвы возраста 6+—15+. Всего методом неполного паразитологического вскрытия исследовано 313 экз. рыб, отловленных жаберными сетями в юго-восточном районе Ладожского оз. в 2002—2003 гг. Объем ежемесячной выборки плотвы варьировал от 21 до 30 особей. Обработка материала проводилась по общепринятой методике (Быховская-Павловская, 1985).

Изучение возрастной структуры трематод проводили по методике Малаховой (1963), в соответствии с чем мариты разделяли на 6 возрастных стадий по степени развития половой системы. Стадия I — молодые паразиты, у которых имеются зачатки гонад. Стадия II — трематоды, у которых появились желточники. Стадия III — особи с хорошо развитыми желточниками, но без яиц в матке. Стадия IV — паразиты, имеющие одиночные яйца в матке. Стадия V — трематоды, имеющие незначительное накопление яиц в матке. Стадия VI — особи, у которых матка переполнена яйцами.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Установлено, что для *S. globiporum* характерна выраженная сезонная динамика численности и возрастной структуры популяции, связанная с особенностями биологии окончательного хозяина — плотвы.

Паразит регистрируется в организме рыбы в течение всего года, за исключением августа и сентября (рис. 1). Поступление инвазионного начала в организм плотвы в течение всего года, включая зимний период, указывает на постоянное потребление рыбой бентосных организмов, но с различной интенсивностью.

Начало заражения плотвы происходит в октябре. В этот период было инвазировано 42.3 % исследованных рыб, при индексе обилия — 4.9 экз. Невысокий показатель индекса обилия указывает, что среди кормовых объектов моллюски составляют незначительную долю. С ноября по апрель число инвазированных рыб растет, и происходит постепенное нарастание численности популяции паразита. Максимум численности трематод и количества инвазированных рыб приходится на май (61.5/24.3), когда пищевой спектр плотвы довольно разнообразен, и моллюски занимают значительную долю в рационе всех возрастных групп хозяина (Федорова, Тихомирова, 1980). С конца мая и до конца июля наблюдается снижение численности трема-

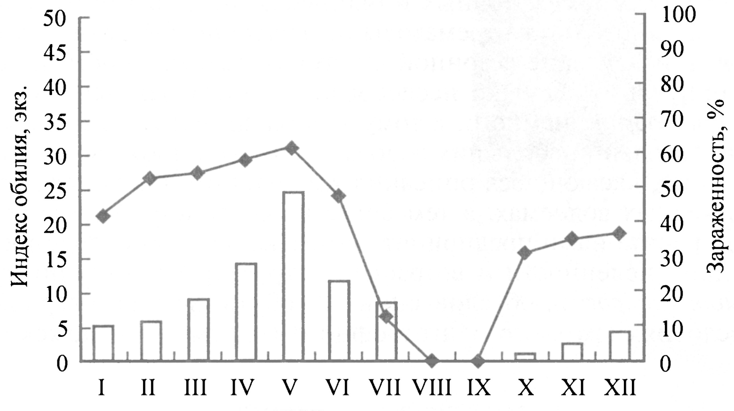

Рис. 1. Сезонная динамика *Sphaerostomum globiporum* у плотвы Ладожского оз.
1 — индекс обилия, экз.; *2* — зараженность, %.

Fig. 1. Seasonal dynamics of *Sphaerostomum globiporum* from roach in Ladoga Lake.

тод, что связано с завершением жизненного цикла паразита и его элиминацией. В августе и сентябре рыба свободна от инвазии. В этот период в питании плотвы отмечено преобладание растительности и планктона, тогда как бентосные организмы употребляются рыбой в незначительном количестве. По данным Фроловой (1975), зараженность моллюсков *S. globiporum* низка и составляет не более 2.26—3.9 %. Эти два факта в совокупности могут служить причиной отсутствия паразита у плотвы в указанный период.

Таким образом, благодаря тому что время созревания *S. globiporum globiporum* в организме плотвы в условиях Ладожского оз. составляет 10 мес., между генерациями трематод существует четкий временной разрыв.

В соответствии с сезонной динамикой численности *S. globiporum* наблюдается перестройка в возрастном и размерном составе популяции паразита. Индивидуальное созревание трематод проходит неравномерно, формируя сложную сезонную динамику структуры популяции.

Первые случаи нахождения молодых трематод наблюдаются в октябре (рис. 2), когда популяция представлена I и II стадиями (54.2 и 41.7 % от всех обнаруженных особей соответственно). Помимо вышеуказанных стадий трематод в октябре у одной рыбы возраста 15+ обнаружены 4 экз. трематоды IV стадии. Вероятно, у этих червей благодаря особенностям экологии хозяев темпы созревания несколько замедлены по сравнению с трематодами плотвы, приуроченной к прибрежному мелководью.

В ноябре на фоне роста численности паразита происходит дальнейшее созревание паразитов, благодаря чему в декабре возрастная структура популяции представлена уже 3 стадиями, для которых характерна практически одинаковая встречаемость (32.4, 33.2 и 34.4 %).

Оплодотворение, по всей видимости, может происходить уже в декабре, поскольку в конце января нами обнаружены трематоды, имеющие яйца в матке (4 %). Этот факт демонстрирует индивидуальные особенности развития трематод, связанные с более ранним созреванием и показывающие потенциальные возможности вида. Однако созревание обычно происходит позднее, в связи с чем во второй половине февраля паразиты IV стадии выявлены не были (рис. 2).

Активное созревание начинается в марте, когда отмечается нахождение половозрелых паразитов, доля которых составляет всего 8.2 % от числа обнаруженных паразитов. Начиная с этого времени, происходит постепенное увеличение доли половозрелых трематод. Полный возрастной спектр популяции (все 6 стадий) регистрируется в апреле—мае, когда мариты достигают пика абсолютной плодовитости. Наибольший удельный вес численности в это время имеют трематоды III и V стадий (35.9 и 36.4 %). Этот же период характеризуется достижением и пика численности, после которого дальнейшие изменения структуры популяции сопровождаются падением численности.

В июне нами были обнаружены все возрастные стадии, за исключением IV.

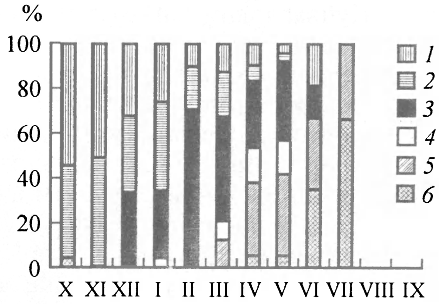

Рис. 2. Сезонные изменения возрастной структуры популяции трематоды *Sphaerostomum globiporum*.
Стадии: *1* — I, *2* — II, *3* — III, *4* — IV, *5* — V, *6* — VI.

Fig. 2. Seasonal changes of the age structure in the population of the Trematode species *Sphaerostomum globiporum*.

Среди них доминировали представители V и VI стадий (32.6 и 34.4 %). Но при этом отмечено увеличение доли трематод I стадии (18.1 %). Возможной причиной появления этих трематод является то, что при повышении температуры воды происходит ускоренное развитие паразитов, которые переживали зимнее время на стадиях партенит в промежуточных хозяевах — моллюсках, которыми плотва интенсивно питается в этот период (Федорова, Тихомирова, 1980). Однако молодые трематоды не приживаются в летний период и в середине июля уже не отмечены. Вероятней всего, что при высоких летних температурах воды происходит возрастание резистентности плотвы к заражению, благодаря чему гельминты элиминируются хозяином (Chubb, 1979).

В июле популяция трематод представлена только половозрелыми паразитами. Наибольшая численность в этот период характерна для IV стадии.

На основании всего вышеизложенного мы приходим к заключению, что развитие вида *S. globiporum* в плотве состоит из 2 периодов. Препродуктивный период продолжается 5 мес., начиная с момента начала инвазии плотвы в октябре, и завершается в феврале, когда трематоды начинают продуцировать яйца. Репродуктивный период составляет также 5 мес.: черви начинают продуцировать яйца в феврале, а покидают хозяина в июле. Яйца освобождаются после выхода червей из организма хозяина в воду, сопровождающегося гибелью марит.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнение полученных результатов с данными других авторов показало, что сезонная встречаемость *S. globiporum* в Ладожском оз. соответствует общей схеме, представленной в ряде работ (Малахова, 1963, 1964). На примере исследования зараженности плотвы, обитающей в Кончозере (Южная Карелия), было установлено, что *S. globiporum* встречается в рыбе в течение 10 мес. и между генерациями паразитов существует временной разрыв. Однако в условиях этого мелководного и мезотрофного водоема начало заражения плотвы наблюдается в сентябре, а пик численности водоема приходится на июнь, после чего начинается снижение зараженности. Таким образом, разрыв между генерациями равен 2 мес. (с июля до сентября).

По срокам заражения рыб трематодами и их выхода из хозяина наши данные близки к результатам финских коллег (Valtonen et al., 1984). В Ботническом заливе самые высокие показатели зараженности плотвы *S. globiporum* наблюдались в мае. В июле черви уже не были обнаружены и появлялись в кишечнике рыб лишь в сентябре. У ельца (*Leuciscus leuciscus* L.) в оз. Куйвасярви (Kuivasjärvi) паразиты покидали хозяина уже к июню и появлялись в кишечнике в октябре. Таким образом, в водоемах Финляндии также не наблюдается перекрывания двух поколений трематод, и имеется период, когда рыба свободна от заражения.

Причина сходства сезонной динамики может заключаться в том, что озера Северной Финляндии и Ладожское оз. относятся к крупным олиготрофным холодноводным водоемам в отличие от Кончозера. Последнее является примером мезотрофного озера с небольшими глубинами. Вода в нем раньше прогревается, в результате чего для марит характерны более быстрые темпы развития, и они раньше покидают хозяина.

Что касается сроков развития, то по мнению Малаховой (1963), для *S. globiporum* характерен одногодичный жизненный цикл. Однако, по всей вероятности, продолжительность жизненного цикла не является строго детерминированной и может увеличиваться в зависимости от широты местности. Очевидно, что в условиях такого крупного водоема как Ладожское оз., жизненный цикл паразита может превышать 1 год. Гвоздев (1971) и Фролова (1975), изучавшие сезонную динамику зараженности моллюсков трематодами в условиях водоемов Карелии, показали, что моллюски, уходящие на зимовку, инвазированы партенитами, которые не успели развиться до наступления низких температур и зимуют в промежуточных хозяевах. Именно благодаря тому, что моллюски с личиночными стадиями (метацеркариями) являются основным кормом плотвы в этот период, наблюдается рост численности и встречаемости паразита, прекращающийся лишь в мае.

Элиминация зрелых трематод, содержащих яйца, начинается в конце мая и обеспечивает новое заражение моллюсков, максимум заражения которых личинками сферостом приходится на июль. В середине и во второй половине лета численность моллюсков нарастает, среди них значительную долю составляет молодь, в которой перезимовывают партеногенетические стадии, поскольку взрослая часть популяции отмирает к концу лета. В мае также начинается заражение вторых промежуточных хозяев, в течение летних месяцев гельминты развиваются в них до стадии, инвазионной для окончательного хозяина, а осенью с понижением температуры воды происходит заражение рыбы. Таким образом, жизненный цикл трематоды может превышать 1 год.

Сравнение полученных нами результатов с данными по водоемам, расположенным южнее и имеющим меньшие размеры, показало, что сезонная встречаемость *S. globiporum* в них различается. Жоховым (2004), исследовавшим возрастную структуру *S. globiporum* у язя (*Leuciscus idus* L.), установлено, что в Рыбинском водохранилище имеет место наложение двух поколений трематод. Начало новой генерации почти на 2 мес. перекрывает окончание предыдущей.

Такая же картина отмечена в польском оз. Гопло (Gopło), где у плотвы отмечено перекрывание двух поколений *S. globiporum*. Молодые особи появлялись в кишечнике рыбы в июле, когда еще не вышли старые паразиты, продуцирующие яйца (Pojmanska, 1985).

Для Ладожского оз. обнаружение молодых марит новой генерации в летний период, вероятно, можно наблюдать в годы с низкими летними температурами, поскольку летнее повышение температуры воды уменьшает возможность инвазии рыб новой генерацией паразитов. Лосева (1976) наблюдала подобную ситуацию для трематод *Sphaerostomum bramae*, паразитирующих у густеры оз. Врево. По ее данным, гельминты, попавшие в организм хозяина в начале лета, погибали. Новое заражение успешно осуществлялось в конце лета с понижением температуры воды.

Таким образом, учитывая данные о сроках развития трематоды в промежуточных и окончательных хозяевах, мы приходим к выводу, что жизненный цикл *S. globiporum* в Ладожском оз. удлиняется. При этом не наблюдается перекрывания двух генераций и имеет место четко выраженная сезонная динамика численности и созревания марит трематод. Для водоемов, расположенных южнее, динамика численности не так четко выражена, хозяева постоянно заражены трематодами, и происходит перекрывание двух генераций, однако при этом сохраняется сезонная периодичность в созревании марит.

В условиях северных олиготрофных водоемов с их бедной кормовой базой и сезонной динамикой спектра питания хозяина паразит на личиночной стадии успешно инвазирует водных беспозвоночных в летние месяцы, в то время, когда плотва активно питается растительностью и обрастаниями. Осенью, когда зоопланктон и бентос вновь становятся основой рациона плотвы, происходит активное нарастание численности трематод. Вероятно, все вышеперечисленное является приспособлением паразита к обитанию на северной границе своего ареала и поддержанию численности популяции.

Автор считает приятным долгом выразить благодарность профессору, доктору биологических наук Е. П. Иешко и доктору биологических наук Л. В. Аникиевой за помощь в подготовке рукописи статьи.

Исследования проведены при финансовой поддержке программы фундаментальных исследований ОБН РАН «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами» № ГК 01.0.40.001030.

Список литературы

Быховская-Павловская И. Е. Паразитологическое исследование рыб. Л.: Наука, 1985. 108 с.

Гвоздев М. А. Эколого-паразитологическое исследование зараженности моллюсков личинками трематод на озерах системы Куйто: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ГосНИОРХ, 1971. 21 с.

Жохов А. Е. Возрастная структура гемипопуляций трематод Sphaerostomum globiporum (Trematoda, Opecoelidae) у язя (Leuciscus idus) Рыбинского водохранилища // Зоол. журн. 2004. Т. 83, вып. 1. С. 13—15.

Жохов А. Е., Цветков А. И., Пугачева М. Н. Дополнительные хозяева трематод Sphaerostomum bramae и S. globiporum в Рыбинском водохранилище. Полевые и экспериментальные исследования // Зоол. журн. 1996. Т. 75, вып. 2. С. 168—177.

Лосева Т. Г. Паразитофауна густеры Blicca bjorkna (L.) в ее ареале. Экологический анализ: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ГосНИОРХ, 1976. 24 с.

Малахова Р. П. Сезонная изменчивость Bunodera luciopercae (O. F. Muller, 1776) и Sphaerostoma bramae (O. F. Muller, 1776) (Trematoda) в условиях Карелии // Зоол. журн. 1963. Т. 42. С. 1453—1461.

Малахова Р. П. Сезонные изменения паразитофауны некоторых рыб озера Кончозера: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЛГУ им. А. А. Жданова, 1964. 17 с.

Размашкин Д. А. О жизненном цикле Sphaerostoma globiporum (Rud., 1802) (Trematoda, Opecoelidae) // Матер. I Всесоюз. симпоз. по болезням и паразитам водных беспозвоночных. Львов, 1972. С. 71—72.

Федорова Г. В., Тихомирова Л. П. Питание плотвы Ладожского озера // Тр. ГосНИОРХ: Биология и промысел рыб крупных озер Северо-Запада. 1980. Т. 159. С. 31—41.

Фролова Е. Н. Личинки трематод в моллюсках озер Южной Карелии. Л.: Наука, 1975. 184 с.

Chubb J. C. Seasonal occurrence of helminths in freshwater fishes. Part II. Trematoda // Advances in Parasitology. 1979. Vol. 17. P. 141—313.

Pojmanska T. An analysis of seasonality of incidence and maturation of some fish parasites, with regard to thermal factor. V. Digeneans of the genus Sphaerostoma Rudolphi, 1809. General conclusions // Acta Parasitol. Polon. 1985. Vol. 30, N 4. P. 35—46.

Valtonen E. T., Gibson D. I., Kurtilla M. Trematodes in northern Finland I: Species maturing in fish in the Northeastern Bothnian Bay and in a local lake // Bothnian Bay Reports. 1984. Vol. 3. P. 31—43.

Институт биологии КарНЦ РАН,
Петрозаводск

Поступила 28 IV 2005

SEASONAL DYNAMICS OF THE POPULATION STRUCTURE OF SPHAEROSTOMUM GLOBIPORUM (TREMATODA: OPECOELIDAE) MARITAE IN LADOGA LAKE

D. I. Lebedeva

Key words: Trematoda, Opecoelidae, *Sphaerostomum globiporum*, marita, roach, *Rutilus rutilus*, seasonal dynamics, population structure, Ladoga Lake.

SUMMARY

Data on the seasonal dynamics of population structure is obtained for the first time for the Trematode species *Sphaerostomum globiporum* from roach *Rutilus rutilus* (L) in Ladoga Lake, which situates in the northern limit of the distribution range of this species. The parasites infest the host in October and leave it from the end of July to the beginning of August. The maximum of the magnitude of the Trematode population falls on spring, and the minimum is observed in summer. In August and September roach is free of the parasites. It is established that the period of maturing occupies 10 months for *S. globiporum* from roach in Ladoga Lake. The prereproductive period takes 5 months and comes to the end in February. The reproductive period occupies 5 months too. Although these two periods of the parasite's life cycle do not separated from each other clearly, an overlapping of two generations was not observed, unlike the case of more southern water bodies.